第39卷 第2期
2022年3月
干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH
Vol. 39 No. 2
Mar. 2022

疏叶骆驼刺叶、根生态化学计量特征对水氮添加的响应

余 洋[1,2,3,4]， 张志浩[1,2,3]， 杨建明[5]， 柴旭田[1,2,3,4]， 曾凡江[1,2,3]

（1. 中国科学院新疆生态与地理研究所，新疆荒漠植物根系生态与植被修复重点实验室，新疆 乌鲁木齐 830011；2. 中国科学院新疆生态与地理研究所，荒漠与绿洲生态国家重点实验室，新疆 乌鲁木齐 830011；3. 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站，新疆 策勒 848300；4. 中国科学院大学，北京 100049；5. 新疆维吾尔自治区林业和草原局生态保护修复处，新疆 乌鲁木齐 830011）

摘 要：氮素和水分是影响荒漠植物生长的重要因素，而全球变化主要驱动因素的氮沉降和干旱会直接改变土壤中这2种资源的可利用性。以塔克拉玛干南缘优势植物疏叶骆驼刺（*Alhagi sparsifolia* Shap.）一年生幼苗为研究对象，设置了盆栽试验。通过添加不同水平的N肥和水分，用于模拟不同水平的N沉降速率（0, 3.0, 6.0, 9.0 $g\cdot m^{-2}\cdot a^{-1}$）和水分条件（干旱和充分水），探究这2种因素对骆驼刺叶片与细根化学计量特征的影响。结果表明：（1）除叶片P含量外，N和水分添加独立或交互作用影响骆驼刺叶片和细根的养分状况。干旱条件下，N添加显著降低了叶片N、Mn、Zn、Cu等元素含量（$P<0.01$），而在一定程度上提高了细根对这些元素的吸收；（2）骆驼刺细根中富集着Mn、Zn、Cu、Fe等微量元素，而将N、P、K等大量元素更多地分配给叶片；（3）干旱胁迫条件下施加3.0 $g\cdot m^{-2}\cdot a^{-1}$，水分充足条件下添加6.0 $g\cdot m^{-2}\cdot a^{-1}$或9.0 $g\cdot m^{-2}\cdot a^{-1}$，可以显著缓解骆驼刺细根的N限制（N:P<14）；（4）骆驼刺叶片和细根的营养元素在器官内和器官间存在复杂的相互作用，器官间的这种相互关系发生的比率大于器官内部，细根次之，叶片最低。这些结果表明骆驼刺在环境资源波动的背景下，能够协调地上和地下的养分关系；外源的N输入可以改善骆驼刺细根的养分状况，为荒漠植被修复和养分高效管理提供了科学参考。

关键词：疏叶骆驼刺；氮素和水分；荒漠植物；氮沉降；叶片与细根；化学计量特征；养分状况

N和水分限制是植物生长的重要环境因素，影响着生态系统的养分供应状况[1-4]。由化石燃料燃烧和氮肥过度施用等人类活动引起的大气N沉降加速，已经影响到了全球陆地生态系统的结构和功能[5-6]。干旱胁迫是荒漠生态系统固有的生存压力之一，与N沉降的交互作用对荒漠生态系统中元素的生物地球化学循环产生了深远影响[7]。元素化学计量学常用于表征植物的养分利用策略[8]，以及生态系统中养分限制的大小和方向[9]，这为我们评估全球变化对植物和生态系统的影响提供了研究手段。

为维持自身内稳态，植物通常对环境中资源的波动表现出化学计量的可塑性[10-11]。外源N的输入会直接提高土壤中N的可利用性，或在微生物的作用下（如硝化和反硝化）改变氮素的形态，显著增加植物叶片中的N含量[12-14]。另一方面，N添加也会通过提高土壤的酸度，促进铁（Fe）等金属阳离子与PO_4^{3-}的螯合，导致土壤中P的可利用性降低[15]。因此，N添加引起的这2种资源可利用性的变化可能会提高植物叶片的N：P，进而加剧植物受到的P限制[16]。与其他生态系统相比，荒漠生态系统的土壤含水量较低，限制了营养元素的析出与移动过程，进而影响植物根系对养分的吸收和垂直运移，这可能会造成荒漠植物不同组织中养分的不对称变化[17]。

此外，由于干旱造成的土壤有机质分解和黏土形成过程的减缓，会抑制土壤中阳离子的交换能力，降低植物对这些阳离子的利用效率[18]。在这些阳离子中，钾（K）是调控植物水分传导，蒸腾作用，维持渗透平衡的重要元素[19]。钙（Ca）是植物细胞壁的主要成分，且能缓解植物重金属毒害（如Al）[20]。作为

收稿日期：2021-07-16； **修订日期：**2021-12-23
基金项目：国家基金委-新疆联合基金培育项目（U1903102）；国家自然科学基金项目（41977050）
作者简介：余洋（1994-），男，硕士研究生，主要从事荒漠植物生理生态研究. E-mail: 2636173006@qq.com
通讯作者：曾凡江. E-mail: zengfj@ms.xjb.ac.cn

叶绿素合成的关键元素，镁(Mg)在植物的光合作用中发挥着重要作用[21]。考虑到不同元素各自的化学特征和元素间的耦合关系，以及植物组织间对元素需求的差异，有必要对荒漠植物不同组织中多种元素的化学计量特征进行综合研究。

叶片与细根是植物获取养分的器官[22-23]，以往研究化学计量学大多集中于植物叶片。不同的植物组织通常对环境变化呈现不同的化学计量反应[24-27]。有研究表明，作为养分进入植物的起点，细根中的营养物质比叶片对土壤养分的响应更为迅速[28]。因此，结合叶片与细根来探究化学计量特征将有利于更好地理解环境变化背景下植物地上和地下部分之间的联系[26]。

疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap.，简称"骆驼刺")是塔克拉玛干沙漠南缘策勒绿洲-荒漠过渡带上的优势建群，在防风固沙和畜牧业发展方面起着重要作用[29]。所在区域属于典型的极端干旱区，对环境变化极为敏感[30]。本研究以骆驼刺幼苗为研究对象，通过在不同水分条件下模拟N沉降，探究N和水分变化对荒漠植物叶片与细根中主要养分(N、P、K、Ca、Mg、Fe、Zn、Cu、Mn)的含量及其化学计量特征，旨在揭示植物不同组织中重要元素的耦合关系，以及对环境资源波动的响应策略，以期为极端干旱区荒漠生态系统养分的高效管理和植被修复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站(以下简称中科院策勒国家站，80°43′45″E、37°00′57″N)，地处塔克拉玛干沙漠南缘的策勒绿洲-荒漠过渡带。该地区春季多风，风沙灾害严重，夏季炎热干燥，极端最高气温达41.9 ℃，年平均气温11.9 ℃，植物生长季(4—9月)平均气温为21.8 ℃。年均降水量仅为35.1 mm，但年均蒸发量却可以达到2595.3 mm。该地区植被稀疏，覆盖度低，主要植物群落以疏叶骆驼刺、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima* Ledeb.)、花花柴(*Karelinia caspia* (Pall.) Less.)为主[29]。

1.2 试验设计

本试验以1 a生骆驼刺幼苗为研究对象，为减少植物个体间的养分交换，尽可能收集完整根系，设置了盆栽试验。于2018年9月，在自然生长的骆驼刺植株中收集种子。以土壤深度在0~30 cm的原生荒漠土为基质，田间持水量约18%，容重为1.19 g·cm^{-3}，总N、总P和总K含量分别为0.23 g·kg^{-1}、0.60 g·kg^{-1}、和23.11 g·kg^{-1}。土壤过1 mm土筛除去植物残体和大块石砾后，装填于90 L容量的花盆中。花盆尺寸为上口径60 cm，下口径50 cm，高度72 cm，花盆底部放置塑料托盘，防止土壤养分流失。于2019年5月初进行播种，每盆3穴，每穴3~4颗种子，埋深3 cm左右。每天浇水1次，保证种子的正常萌发，待30 d后进行疏苗，每盆保留1株进行试验处理。

试验设置4个N添加梯度，分别为0、3.0、6.0、9.0 g·m^{-2}·a^{-1}，分别记作N0，N1，N2，N3；设置干旱(Drought)和充分水(Well-watered)2种水分处理，分别为0.5 L·d^{-1}和1.5 L·d^{-1}，2种水分处理分别相当于最大田间持水量的25%和65%，且在干旱处理下观察到植株有明显的胁迫现象。因此，本试验共设置了8个处理，即4个N处理×2个水分处理，每个处理水平6次重复。2019年6—8月，分别于每月月初进行氮肥施加，每次将不同N梯度所需的固体尿素分别溶于2种水分处理需要浇灌的水中，然后均匀喷施在幼苗根部附近，共计施加氮肥3次。

1.3 样品采集和指标测定

于2019年8月底，进行植物样品采集，选择长势相近的骆驼刺幼苗，采集其成熟叶片。完成地上部分样品采集后，将花盆倒置，用流水冲洗土壤，收集植物根系。将根系分为粗根(>2 mm)与细根(<2 mm)。将采集的叶片和细根放入烘箱，65 ℃下烘干24 h，使用球磨仪研磨样品后，过筛后混合均匀，用于测定其中N、P、K、Ca、Mg、Fe、Zn、Cu、Mn元素含量。

样品分为两部分，一部分经浓硫酸加双氧水消解后，采用凯氏定氮法测定植物N含量，采用钼锑抗比色法测定植物P含量；另一部分用硝酸消解，采用电感耦合等离子体原子发射光谱法(ICP-AES)测定K、Ca、Mg、Fe、Zn、Cu、Mn金属元素含量[31]。

1.4 数据处理

使用R软件(https://www.r-project.org/)进行统计分析与绘图。调用aov函数，采用方差分析N添加和水分处理对骆驼刺叶片和细根中营养元素浓度的影响，并用ggplot2包作图。采用最小显著性差异

法(LSD)检验不同处理间养分浓度及其化学计量比的差异性。利用ggcorr包对植物器官内和器官间的营养元素进行相关性分析,并进行可视化。

2　结果与分析

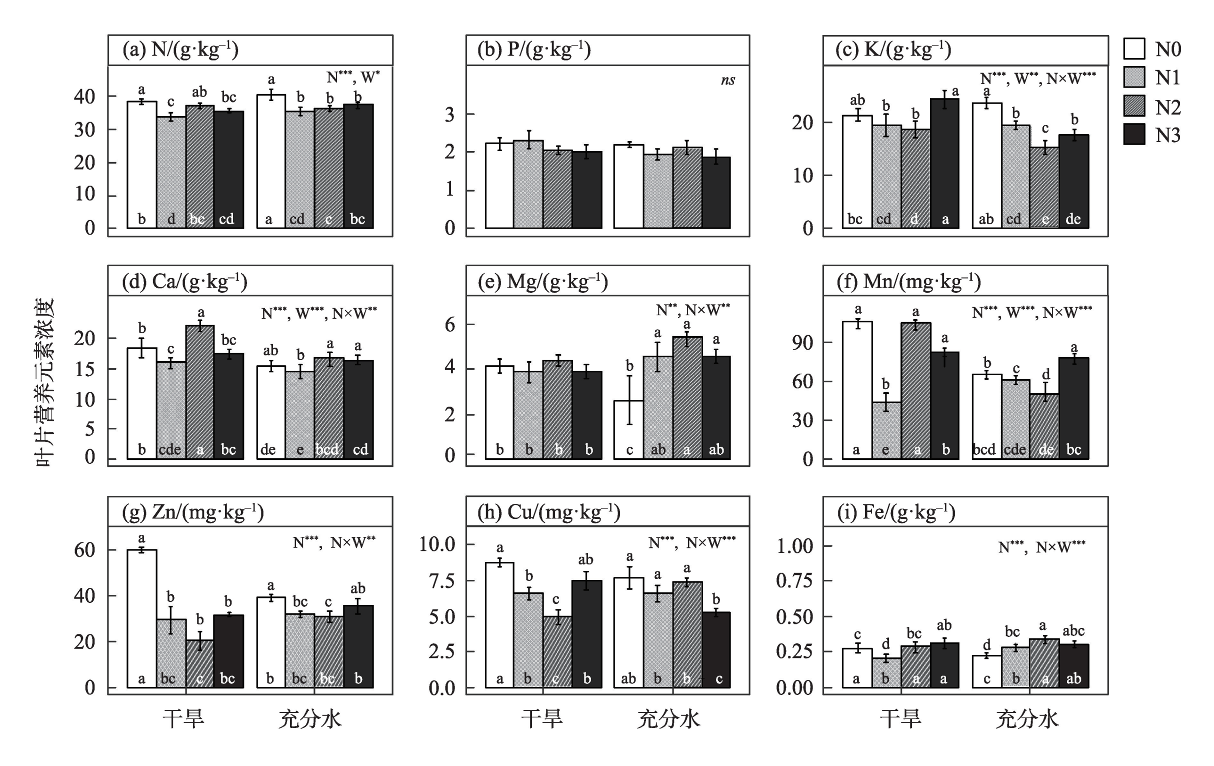
2.1　骆驼刺叶片与细根中营养元素浓度对氮素和水分添加的响应

N和水分的交互作用显著影响了骆驼刺叶片中K、Ca、Mg、Mn、Zn、Cu、Fe的含量(P<0.01)(图1),即在不同水分处理下,它们对N添加的响应各不相同。干旱胁迫下,叶片Mg含量在不同N处理间无显著差异,但在水分充足条件下,N添加对其有显著促进作用(P<0.01)。而与其他元素相比,叶片P含量在不同的处理间均无显著变化(P>0.05)。在水分充足条件下,N添加显著降低了叶片N和K含量(P<0.001)。N和水分添加分别影响了骆驼刺叶片N含量(P<0.05),即2种处理间并无耦合关系,干旱显著降低了叶片N含量(P<0.05),且对N添加的响应不显著(P>0.05)。

除P元素外,骆驼刺根系中N、K、Ca、Mg、Mn、Zn、Cu、Fe的含量均显著受到N和水分添加的交互影响(P<0.001)(图2)。在干旱胁迫下细根的P含量未受到N添加的显著影响(P>0.05),但在水分充足条件下却受到N添加的显著抑制(P<0.01)。干旱胁迫下N添加对细根的K含量有显著抑制作用(P<0.001),但在水分充足条件下N添加对其无显著影响(P>0.05)。适量的N添加能显著提高细根中部分元素的含量,而过量的N添加则相反。低水平的N添加(N1)显著提高了细根中的N、Ca、Cu的含量,而高水平的N添加(N3)却显著抑制这些元素在细根中的积累。不同于干旱胁迫,在水分充足条件下,外源N输入显著促进了细根对Ca、Mg、Mn、Zn、Fe的吸收(P<0.001),而显著减少了对N、P、Cu的吸收(P<0.01)。

2.2　骆驼刺叶片与细根中营养元素化学计量比的比较

在2种水分条件下,对4种N处理间叶片与细根中主要营养元素的化学计量比进行比较(表1)。研究发现,对N添加有显著响应的化学计量比的数量而言,叶片与细根对N添加的敏感性相当,而在具体



注:N×W表示N处理与水分处理间具有交互作用,“*”、“**”、“***”分别表示在0.05、0.01、0.001水平上具有显著差异。在柱状图上方,不同小写字母表示同一水分(干旱或充分水)条件下不同N处理间养分浓度具有显著差异;在柱状图下方,不同小写字母表示在8个(2个水分处理×4个N处理)处理间养分浓度具有显著差异。下同。

图1　骆驼刺叶片中营养元素浓度对氮素和水分添加的响应

Fig. 1　Response of nutrient concentration in leaves of *Alhagi sparsifolia* to water and nitrogen addition

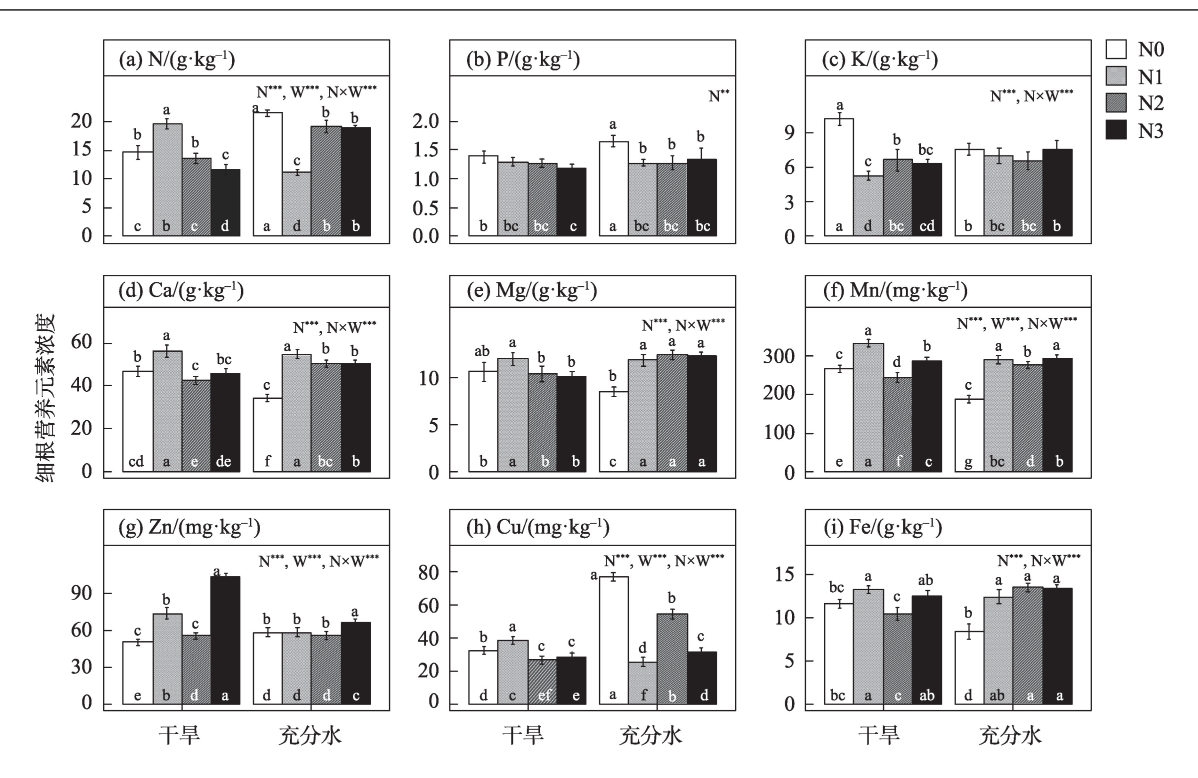


图2 骆驼刺细根中营养元素浓度对氮素和水分添加的响应

Fig. 2 Response of nutrient concentration in fine roots of *A. sparsifolia* to water and nitrogen addition

表1 骆驼刺叶片与细根中营养元素化学计量比

Tab. 1 Stoichiometry of nutrient elements in leaves and fine roots of *Alhagi sparsifolia*

器官	水氮处理		N:P	N:K	K:P	K:Ca	Ca:Mg	K:Mg	Fe:Mn
叶片	D	N0	17.38±1.61	1.8±0.13a	9.64±0.20	1.16±0.17a	4.51±0.72	5.17±0.12ab	2.59±0.37b
		N1	15.77±4.64	1.77±0.25ab	9.29±3.81	1.2±0.09a	4.23±0.66	5.11±1.19ab	6.27±3.51a
		N2	18.05±0.50	2.01±0.12a	8.98±0.28	0.84±0.05b	5.1±0.43	4.28±0.6b	2.81±0.03b
		N3	17.79±1.91	1.47±0.13b	12.11±0.22	1.4±0.16a	4.52±0.54	6.28±0.15a	3.8±0.29ab
	W	N0	18.44±1.35	1.72±0.16c	10.73±0.19a	1.53±0.17a	6.69±2.93a	10±3.52a	3.45±0.35c
		N1	18.11±0.90	1.81±0.01bc	9.98±0.42ab	1.34±0.07b	3.24±0.2b	4.35±0.47b	4.53±0.57b
		N2	17.07±1.01	2.39±0.27a	7.25±1.25c	0.91±0.07c	3.15±0.17b	2.84±0.06b	6.71±0.56a
		N3	20.04±2.79	2.13±0.2ab	9.4±0.41b	1.07±0.03c	3.63±0.11b	3.89±0.02b	3.88±0.07bc
细根	D	N0	10.89±2.89b	1.44±0.05c	7.5±1.75a	0.22±0.00a	4.44±0.63	0.96±0.15a	43.30±0.59
		N1	15.32±0.90a	3.73±0.25a	4.11±0.18b	0.09±0.00c	4.68±0.42	0.44±0.02c	39.94±1.64
		N2	10.88±1.08b	2.08±0.16b	5.29±0.9b	0.16±0.02b	4.11±0.48	0.63±0.03b	42.88±3.39
		N3	10.04±1.18b	1.86±0.04b	5.39±0.53b	0.14±0.01b	4.52±0.35	0.62±0.02b	43.64±3.93
	W	N0	13.15±0.43a	2.88±0.28a	4.58±0.29	0.22±0.03a	4.07±0.08b	0.89±0.12a	45.3±5.83
		N1	8.86±0.67b	1.62±0.11b	5.49±0.78	0.13±0.02b	4.6±0.07a	0.59±0.09b	42.87±3.37
		N2	15.27±2.27a	2.93±0.18a	5.25±1.10	0.13±0.01b	4.02±0.33b	0.53±0.09b	48.65±2.73
		N3	14.42±2.28a	2.53±0.3a	5.68±0.22	0.15±0.01b	4.07±0.17b	0.61±0.08b	45.7±4.06

注：表中数值为均值±标准误。D：即Drought，表示干旱处理；W：即Well-watered，表示充分水处理。同列不同小写字母表示在同一水分条件下不同N处理间具有显著差异（$P<0.05$）。

的化学计量比上，细根与叶片有所差异。叶片N:P对水分和N添加的响应未表现出显著变化（$P>0.05$），而细根N:P却对N添加十分敏感（$P<0.05$），Fe:Mn对N添加的响应变化则与N:P相反。另外，不同水分条件下，叶片与细根K:P、Ca:Mg对N添加的响应也存在差异。

双因素方差分析水分和N添加2种处理对叶片和细根中营养元素化学计量比的影响(表2)。水分和N添加的交互作用显著影响了叶片中的N:K、K:Ca、Ca:Mg、K:Mg、Fe:Mn，以及细根中的N:P、N:K、K:P($P<0.05$)。叶片K:P和细根K:Ca、K:Mg仅受N添加的显著影响($P<0.05$)，而细根Fe:Mn仅受水分的单独影响($P<0.05$)。叶片N:P和细根Ca:Mg均不受水分和N添加的显著影响($P>0.05$)。

表2　骆驼刺叶片与细根中营养元素化学计量比的双因素方差分析

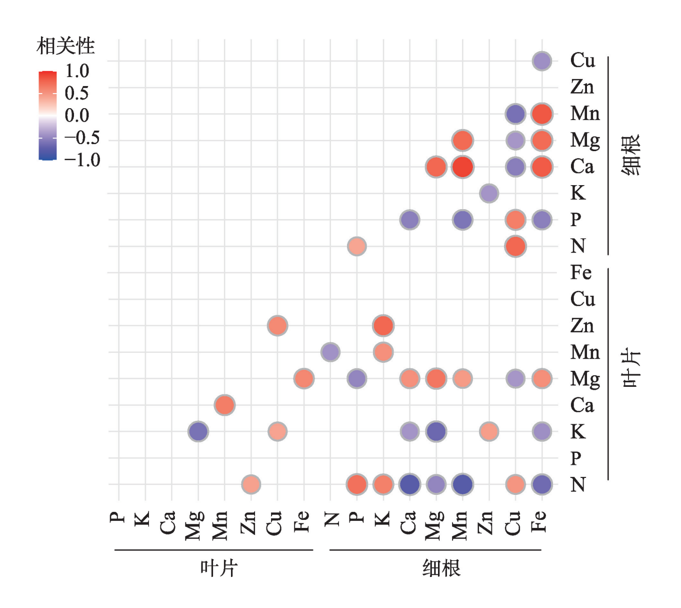
Tab. 2　Two-way ANOVA of stoichiometry of nutrient elements in leaves and fine roots of *A. sparsifolia*

	叶片			细根		
	N	W	N×W	N	W	N×W
N:P	0.834	1.659	0.725	0.521	2.842	14.560***
N:K	8.377**	11.990**	5.322**	9.626***	7.207*	97.526***
K:P	3.717*	1.274	2.465	2.098	0.819	6.542**
K:Ca	21.152***	1.803	9.976***	39.338***	0.716	2.861
Ca:Mg	3.270*	0.814	3.814*	2.506	2.789	0.401
K:Mg	9.531***	0.012	8.754**	27.266***	0.058	2.658
Fe:Mn	3.925*	2.171	4.987*	1.674	4.923*	0.379

注：N×W表示N处理与水分处理间具有交互作用，“*”、“**”、“***”分别表示在0.05、0.01、0.001水平上具有显著差异。

2.3　骆驼刺叶片与细根中营养元素化学计量比的相关性

用Pearson相关性矩阵可视化了叶片与细根中营养元素在器官内和器官间的关联性(图3)。结果表明，除叶片P含量外，营养元素在器官内及器官间均存在显著的相关性($P<0.05$)。叶片与细根间存在显著相关性的元素对数量(20对)多于器官内部(叶片6对，细根17对)，并且器官间的相关性多发生在叶片的大量元素(N、K、Mg)与细根的各元素间。叶片N含量与细根中P、K、Ca、Mg、Mn、Cu、Fe的含量均具有显著的相关性($P<0.05$)。就营养元素在器官内的相关性而言，细根中具有显著相关性的元素对多于叶片。细根中各个元素间均存在显著的相关性($P<0.05$)，而叶片中元素多集中在微量元素与大量元素间。叶片中N-Zn、K-Cu、Ca-Mn、Mg-Fe。除此之外，叶片P含量与其他元素间的相关性较弱，未达到统计学意义上的相关性($P>0.05$)。



注：红色和蓝色圆点分别表示元素间存在显著($P<0.05$)的正、负相关性，圆点的大小表示相关性的强弱，与相关性系数的绝对值呈正比。

图3　骆驼刺叶片与细根中营养元素间的相关性

Fig. 3　Correlation of nutrient elements in leaves and fine roots of *A. sparsifolia*

3　讨　论

3.1　氮素和水分添加对骆驼刺叶片与细根中营养元素浓度的影响

叶片和细根是植物代谢活性较强的器官，对环境的变化最为敏感[25]。除叶片P含量外，骆驼刺叶片和细根中的营养元素均受到氮素和水分添加独立或交互的影响(图1和图2)。干旱条件下，N添加在一定程度上促进了细根对N、Mg、Mn、Zn、Cu等元素的吸收，然而却抑制了这些元素在叶片中的积累。这可能是由于在土壤N富集状态下，促进了骆驼刺根系的生长，骆驼刺将更多的元素用于细根的生理活动，以获取更多资源[13]。氮素和水分处理下，细根较叶片在响应元素的数量方面多于叶片，说明细根较叶片对环境变化更敏感，这种较强的响

应可能与细根对土壤水分和矿质营养的吸收功能有关。细根在空间上更接近土壤，因此可以迅速响应土壤资源可利用性的变化[32]。另一方面，本研究中所考察的营养元素，尤其是微量元素（如Mn、Zn、Cu、Fe）在细根中的浓度是叶片的数倍（图1和图2），这可能是因为这些矿质元素在植物器官内和器官间运移的过程中被特异性的固定[33]。而N、P、K等大量元素主要在叶片中富集，说明在水分和养分有限的荒漠生态系统中，骆驼刺对大量元素的分配更侧重于地上部分。这种养分在地上和地下的差异分配，与植物器官内部结构以及组织功能分化有关[34]，而N添加及其与水分的交互作用可能会潜在地影响这种分配过程。P是植物生长发育必须的大量元素，其有效性与土壤水分和N含量密切相关[35]。在土壤N富集状态下，荒漠植物为了维持元素的稳态，对P的需求也随之增加，因此，细根中P含量受到N添加的显著抑制[36]。然而，水分对骆驼刺叶片和细根中P含量的影响未达到显著水平。这可能是因为荒漠土壤的pH和盐度较高，而土壤有机质含量较低[37]，加之短期的水分添加并不能扭转土壤中有效P匮乏的局面[38]。值得注意的是，与其他研究不同，N添加显著降低了骆驼刺叶片的N含量，我们推测这可能是由于N添加促进了骆驼刺生物量的增加，从而稀释了细根和叶片中的N浓度。

3.2 氮素和水分添加对骆驼刺叶片与细根中营养元素化学计量比的影响

植物的化学计量特征能够反映在长期进化过程中植物对环境变化的适应[39]。P和Mg是植物光合作用的必要元素，K在植物水分传导、蒸腾作用和渗透调节方面发挥了重要作用，Ca是细胞壁的主要元素。尽管在数量方面，骆驼刺叶片和细根中的元素化学计量比对N添加的响应相当（表1），但叶片的N:P、K:P、K:Ca、K:Mg均高于细根，说明在N添加背景下，骆驼刺为维持地上部分的生理活动，对大量元素，尤其是P、Ca、Mg的需求更大。研究结果表明，在水分充足的条件下，N添加显著降低了K:P、K:Ca，说明N和水分的耦合作用能够在一定程度上协调植物地上部分对这些重要元素的利用过程。与细根相比，叶片N:P对N添加和水分的处理不敏感（表2），而细根N:P却受到2种因素的交互影响。我们推测骆驼刺叶片N:P较低的敏感性与植物较强的耐旱性相关。N和P是植物生长和代谢过程中的基本元素，因此骆驼刺叶片中稳定的N:P是其对荒漠恶劣生境重要的适应性表现[40]，这也为证实荒漠植物具有较高的内稳性机制提供了有力依据[41]。

植物组织中N:P的阈值（N:P$<$14为N限制；N:P$>$16为P限制）是判断植物养分限制的重要指标[42]。骆驼刺叶片N:P基本上超过16，说明叶片受到了P的限制，且不受N和水分添加的显著影响（表1和表2）；而细根N:P受N和水分的交互影响，与叶片相比，细根主要受到N限制或N与P的共同限制。这些结果从侧面说明，骆驼刺通过将细根吸收到的大量N转移到了叶片，用于光合作用等过程，造成细根中N的相对匮乏。通过外源施加N肥的方法可以扭转这种状况，比如干旱胁迫条件下施加3.0 $g\cdot m^{-2}\cdot a^{-1}$（N1），或者是水分充足条件下N添加为6.0（N2）或9.0 $g\cdot m^{-2}\cdot a^{-1}$（N3）。由此可见，仅通过单一器官N:P指标难以准确判断植物对养分的需求状况。

Mn和Fe是植物生长发育所必需的微量元素，两者均参与叶绿体的合成、光合作用，以及电子传递链等重要过程[43-44]。细根是这些重金属元素进入骆驼刺体内的起点，由于它们较低的移动性，因此在细根中大量富集，并且Fe:Mn受到水分状况，但不受N添加的显著影响（图1和图2）。叶片是光合器官，骆驼刺叶片Fe:Mn受到N和水分的交互影响。除此之外，骆驼刺叶片和细根中的重金属对土壤资源波动的响应不同，与细根相比，叶片重金属的化学计量比对环境变化更为敏感（表1和表2）。

3.3 骆驼刺叶片与细根中营养元素化学计量特征之间的相关性

植物在生长发育过程需要协调器官内部和器官间多种营养元素的相互关系[45]。本研究结果显示（图3），骆驼刺细根和叶片中的9种元素在器官间和器官内162个元素对中，有43对达到显著水平，占26%，其中在数量上：叶片-细根（10正相关vs.10负相关）>细根-细根（9正相关vs.8负相关）>叶片-叶片（5正相关vs.1负相关）。这说明在氮素和水分波动背景下，骆驼刺叶片和细根间的养分协同性高于器官内部，这是由于骆驼刺叶片和细根对养分的周转能力不同，根系的养分网络比叶片更加复杂，根系为了占据更多的空间，需要进行快速的周转，因此对养分的需求更全面。器官间元素的相关性多集中于叶片的大量元素（如N、K、Mg）与细根的各元素间，这与前面的讨论相符合。

4　结　论

本文研究了骆驼刺叶片与细根的生态化学计量特征对N和水分添加的响应，得出如下结论：

（1）除叶片P含量外，骆驼刺叶片和细根的营养状况受N和水分添加独立或交互的影响。干旱条件下，N添加有助于细根对N、Mg、Mn、Zn、Cu等元素的吸收，而不是叶片。

（2）微量元素（如Mn、Zn、Cu、Fe）主要富集在细根，而骆驼刺对N、P、K等大量元素的分配更侧重于地上部分。

（3）N添加可以缓解骆驼刺细根中N的匮乏，然而却提高了骆驼刺对P、Ca、Mg等大量元素的需求。

（4）N和水分波动背景下，骆驼刺叶片和细根间的养分协同性高于器官内部，根系的养分网络比叶片更复杂。

上述结论丰富了我们对荒漠植物与环境资源互作的认识，可以为干旱区荒漠植被养分管理提供参考。考虑到盆栽试验和单一株龄的局限性，结论的普适应还需在未来荒漠生态系统中开展更多的相关研究来加以验证。

参考文献（References）：

[1] 张娟, 李广, 袁建钰, 等. 水氮调控对旱作春小麦土壤、叶片养分含量的影响[J]. 干旱区研究, 2021, 38(6): 1750-1759. [Zhang Juan, Li Guang, Yuan Jianyu, et al. Effects of water and nitrogen regulation on soil and leaf stoichiometric characteristics of spring wheat in dry farming[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(6): 1750-1759.]

[2] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, et al. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis[J]. Ecological Applications, 2010, 20(1): 30-59.

[3] 王斌, 黄刚, 马健, 等. 5种荒漠短命植物养分再吸收对水氮添加的响应[J]. 中国沙漠, 2016, 36(2): 415-422. [Wang Bin, Huang Gang, Ma Jian, et al. Responses of nutrients reabsorption of five desert ephemeral plants to water and nitrogen additions[J]. Journal of Desert Research, 2016, 36(2): 415-422.]

[4] 李发奎, 李金霞, 孙小妹, 等. 黑果枸杞茎叶生长及其生态化学计量特征对灌水施肥的响应[J]. 干旱区研究, 2020, 37(2): 452-461. [Li Fakui, Li Jinxia, Sun Xiaomei, et al. Effects of irrigation and fertilization on the stem and leaf growth and ecostoichiometric characteristics of *Lycium ruthenicum* Murr.[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(2): 452-461.]

[5] Liu X J, Zhang Y, Han W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. Nature, 2013, 494(7438): 459-462.

[6] Zhou X B, Bowker M A, Tao Y, et al. Chronic nitrogen addition induces a cascade of plant community responses with both seasonal and progressive dynamics[J]. Science of The Total Environment, 2018, 626: 99-108.

[7] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947. [Wang Shaoqiang, Yu Guirui. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3937-3947.]

[8] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540-550.

[9] Sabine G. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.

[10] Mao R, Zeng D H, Zhang X H, et al. Responses of plant nutrient resorption to phosphorus addition in freshwater marsh of Northeast China[J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 8097.

[11] Kou L, Mccormack M L, Chen W W, et al. Nitrogen ion form and spatio-temporal variation in root distribution mediate nitrogen effects on lifespan of ectomycorrhizal roots[J]. Plant and Soil, 2017, 411(1-2): 261-273.

[12] 黄彩变, 曾凡江, 雷加强. 骆驼刺幼苗生长和功能性状对不同水氮添加的响应[J]. 草业学报, 2016, 25(12): 150-160. [Huang Caibian, Zeng Fanjiang, Lei Jiaqiang. Growth and functional trait responses of *Alhagi sparsifolia* seedlings to water and nitrogen addition[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2016, 25(12): 150-160.]

[13] Zhang Z H, Tariq A, Zeng F J, et al. Nitrogen application mitigates drought-induced metabolic changes in *Alhagi sparsifolia* seedlings by regulating nutrient and biomass allocation patterns[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 155(5): 828-841.

[14] Zhang Z H, Tariq A, Zeng F J, et al. Involvement of soluble proteins in growth and metabolic adjustments of drought-stressed Calligonum mongolicum seedlings under nitrogen addition[J]. Plant Biology, 2021, 23(1):32-43.

[15] Bünemann E K, Oberson A, Frossard E. Phosphorus in action: Biological processes in soil phosphorus cycling[J]. Soil Biology, 2011 (26): doi: 10. 1007/978-3-642-15271-9.

[16] Chen F S, Niklas K J, Liu Y, et al. Nitrogen and phosphorus additions alter nutrient dynamics but not resorption efficiencies of Chinese fir leaves and twigs differing in age[J]. Tree Physiology, 2015, 35(10): 1106-1117.

[17] Kou L, Chen W W, Jiang L, et al. Simulated nitrogen deposition affects stoichiometry of multiple elements in resource-acquiring plant organs in a seasonally dry subtropical forest[J]. Science of the Total Environment, 2018, 624: 611-620.

[18] Sardans J, J Peñuelas, Ogaya R. Drought's impact on Ca, Fe, Mg, Mo and S concentration and accumulation patterns in the plants and soil of a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* forest[J]. Bio-

geochemistry, 2008, 87(1): 49–69.

[19] Sardans J, Peñuelas J. Potassium: A neglected nutrient in global change[J]. Global Ecology and Biogeography Letters, 2015, 24(3): 261–275.

[20] Hepler P K, Wayne R O. Calcium and plant development[J]. Plant Physiology, 1985, 36: 397–439.

[21] Laing W, Greer D, Sun O, et al. Physiological impacts of Mg deficiency in *Pinus radiata*: Growth and photosynthesis[J]. New Phytologist, 2000, 146(1): 47–57.

[22] Xia M X, Guo D L, Pregitzer K S. Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica*[J]. New Phytologist, 2010, 188(4): 1065–1074.

[23] McCormack M L, Dickie L A, Eissenstat D M, et al. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes[J]. New Phytologist, 2015, 207(3): 505–518.

[24] 闫景明, 周晓兵, 张静, 等. 新疆野苹果枝条化学计量海拔变异特征研究[J]. 干旱区研究, 2021, 38(2): 450–459. [Yan Jingming, Zhou Xiaobing, Zhang Jing, et al. Variation in one-year-old branch stoichiometry of Malus sieversii at different altitudes and the influencing factors in Tianshan Mountains, China[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(2): 450–459.]

[25] Schreeg L A, Santiago L S, Wright S J, et al. Stem, root, and older leaf N: P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage[J]. Ecology, 2014, 95(8): 2062–2068.

[26] Sardans J, Grau O, Chen H Y H, et al. Changes in nutrient concentrations of leaves and roots in response to global change factors[J]. Global Change Biology, 2017, 23(9): 3849–3856.

[27] 孙晶, 任雯, 杜澜, 等. 不同降雨频次对粗枝猪毛菜生育期化学计量特征的影响[J]. 干旱区研究, 2021, 38(4): 1094–1103. [Sun Jing, Ren Wen, Du Lan, et al. Influence on stoichiometric characteristics during the growth period of *Salsola subcrassa* M. Pop. under different precipitation frequencies[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(4): 1094–1103.]

[28] Huang W. Mineral elements of subtropical tree seedlings in response to elevated carbon dioxide and nitrogen addition[J]. Plos One, 2015, 3(10): e0120190, doi: 10. 1371/journal. pone. 0120190.

[29] 黄彩变, 曾凡江, 张波. 不同水氮条件下骆驼刺幼苗生长及氮效率变化特征[J]. 生态学报, 2021, 41(9): 3612–3624. [Huang Caibian, Zeng Fanjiang, Zhang Bo. Responses of plant growth and nitrogen efficiency of *Alhagi sparsifolia* seedlings to different water and nitrogen levels[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(9): 3612–3624.]

[30] 曾凡江, 张文军, 刘国军, 等. 中国典型沙漠区主要优势植被的稳定修复途径与可持续经营技术[J]. 中国科学院院刊, 2020, 35(6): 709–716. [Zeng Fanjiang, Zhang Wenjun, Liu Guojun, et al. Stable restoration pattern and sustainable management technology of main dominant vegetation in typical desert areas of China[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2020, 35(6): 709–716.]

[31] 于亚辉, 王丽娟, 王素梅, 等. 电感耦合等离子体原子发射光谱法测定白云鄂博富钾板岩中铁、钙、镁、铝和钡的含量[J]. 理化检验(化学分册), 2021, 57(8): 742–745. [Yu Yahui, Wang Lijuan, Wang Sumei, et al. ICP-AES determination of iron, calcium, magnesium, aluminum and barium in rich-kalium slate from Baiyunobo mine[J]. Physical Testing and Chemical Analysis Part B(Chemical Analysis), 2021, 57(8): 742–745.]

[32] Walter A, Schurr U. Dynamics of leaf and root growth: Endogenous control versus environmental impact[J]. Annals of Botany, 2005, 95(6): 891–900.

[33] Gregory V D H, Dambrine E, Pollier B, et al. Mg and Ca uptake by roots in relation to depth and allocation to aboveground tissues: Results from an isotopic labeling study in a beech forest on base-poor soil[J]. Biogeochemistry, 2015, 122(2/3): 375–393.

[34] Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 11(1): 233–260.

[35] Julian H, Jannes J, Timothy I M, et al. Soil solution phosphorus turnover: Derivation, interpretation, and insights from a global compilation of isotope exchange kinetic studies[J]. Biogeosciences, 2018, 15(1): 105–114.

[36] Zhan S X, Wang Y, Zhu Z C, et al. Nitrogen enrichment alters plant N: P stoichiometry and intensifies phosphorus limitation in a steppe ecosystem[J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 134: 21–32.

[37] Dai A G. Increasing drought under global warming in observations and models[J]. Nature Climate Change, 2013, 3(2): 52–58.

[38] Niederberger J, Kohler M, Bauhus J. Distribution of phosphorus fractions with different plant availability in German forest soils and their relationship with common soil properties and foliar P contents[J]. Soil, 2019, 5(2): 189–204.

[39] Hessen D O, Agren G I, Anderson T R, et al. Carbon sequestration in ecosysetms: The role of stoichiometry[J]. Ecology, 2004, 85(5): 1179–1192.

[40] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 等. 杭州湾滨海湿地3种草本植物叶片N、P化学计量学的季节变化[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 23–28. [Wu Tonggui, Wu Ming, Liu Li, et al. Seasonal variations of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of three herbaceous species in Hangzhou Bay coastal wetlands, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(1): 23–28.]

[41] 李从娟, 徐新文, 孙永强, 等. 不同生境下三种荒漠植物叶片及土壤C、N、P的化学计量特征[J]. 干旱区地理, 2014, 37(5): 996–1004. [Li Congjuan, Xu Xinwen, Sun Yongqiang, et al. Stoichiometric characteristics of C, N, P for three desert plants leaf and soil at different habitats[J]. Arid Land Geography, 2014, 37(5): 996–1004.]

[42] Koerselman, Willem, Meuleman, et al. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441–1450.

[43] 张林琳, 刘星星, 祝亚昕, 等. 机理Ⅰ植物铁营养的吸收转运及信号调控机制研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(7): 1258–1272. [Zhang Linlin, Liu Xingxing, Zhu Yaxin, et al. Re-

search progresses on iron uptake, translocation and their signaling pathways in strategy I plants[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2021, 27(7): 1258−1272.]

[44] 赵秋芳, 马海洋, 贾利强, 等. 植物锰转运蛋白研究进展[J]. 热带作物学报, 2019, 40(6): 1245−1252. [Zhao Qiufang, Ma Haiyang, Jia Liqiang, et al. Research progress on manganese transporters in plants [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2019, 40(6): 1245−1252.]

[45] Niinemets Ü, Kull K. Co-limitation of plant primary productivity by nitrogen and phosphorus in a species-rich wooded meadow on calcareous soils[J]. Acta Oecologica, 2005, 28(3): 345−356.

Stoichiometric characteristics of leaves and fine roots in *Alhagi sparsifolia* in response to the addition of nitrogen and water

YU Yang[1,2,3,4], ZHANG Zhihao[1,2,3], YANG Jianming[5], CHAI Xutian[1,2,3,4], ZENG Fanjiang[1,2,3]

(1. Xinjiang Key Laboratory of Desert Plant Roots Ecology and Vegetation Restoration, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 2. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 3. Cele National Station of Observation and Research for Desert-Grassland Ecosystems, Cele 848300, Xinjiang, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 5. Ecological Protection and Restoration Division of Forestry and Grassland Bureau of Xinjiang Uygur Autonomous Region, Urumqi 830011, Xinjiang, China)

Abstract: Nitrogen and water are important factors affecting the growth of desert plants; nitrogen deposition and drought, the main driving factors of global climate change, will directly change the availability of these two resources in soil. Presently, our understanding of how N deposition and drought affect the chemometric characteristics of desert plants remains limited. Thus, a pot experiment was conducted on 1-year-old seedlings of *Alhagi sparsifolia*, a dominant plant of the southern edge of the Taklamakan Desert. Different amounts of N fertilizer and water were added to simulate different levels of the N deposition rate (0, 3.0, 6.0, and 9.0 $g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$) and water conditions (drought or well-watered conditions) to explore the effects of these two factors on the stoichiometric characteristics of the leaves and fine roots of *A. sparsifolia.* The results show the following: (1) N and water addition independently or interactively affected the nutrient status of leaves and fine roots of *A. sparsifolia*, except for P content in leaves. Nitrogen addition significantly decreased the contents of N, Mn, Zn, and Cu in leaves under drought conditions but increased the absorption of these elements by fine roots to a certain extent; (2) microelements such as Mn, Zn, Cu, and Fe were enriched in the fine roots of *A. sparsifolia*, but macroelements such as N, P, and K were more distributed in the leaves; (3) applying 3.0 $g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ N under drought stress and adding 6.0 or 9.0 $g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ N under well-watered conditions can significantly alleviate the N limitation of fine roots of *A. sparsifolia* (N:P<14); (4) the nutrient elements of leaves and fine roots of *A. sparsifolia* have complex interactions within and between organs. The occurrence rate of this relationship between organs is greater than that within organs, followed by that in fine roots, and the lowest in leaves. These results show that *A. sparsifolia* can coordinate the relationship between aboveground and underground nutrients under the background of fluctuations in environmental resources. Exogenous N input can improve the nutrient status of fine roots of *A. sparsifolia.* These results provide further scientific reference for the efficient nutrient management and restoration of desert vegetation.

Keywords: *Alhagi sparsifolia*; nitrogen and water; desert plants; nitrogen deposition; leaves and fine roots; stoichiometric characteristics; nutrient status